

太平鸟和灰头鹀的代谢产热特征及体温调节

李 铭^{1,2}, 柳劲松^{1,*}, 韩宏磊², 张海军², 方 昊²

(1. 温州师范学院 生命与环境科学学院, 浙江 温州 325027; 2. 齐齐哈尔大学 生命科学与工程学院, 黑龙江 齐齐哈尔 161006)

摘要: 采用封闭式流体压力呼吸仪, 测定了在环境温度 5、10、15、16、18、20、22、25、26、28 和 30 °C 时, 捕自黑龙江省齐齐哈尔市的太平鸟 (*Bombycilla garrulus*, 1♀、7♂) 和灰头鹀 (*Emberiza spodocephala*, 8♂) 的代谢率 (MR), 计算每个温度点的热传导 (C)、MR 和 C 的体重预期值。结果显示: 在环境温度 (T_a) 为 5~30 °C 时, 太平鸟的体温 (T_b) 基本维持恒定, 平均 T_b 为 $(38.20 \pm 0.05) ^\circ\text{C}$; 热中性区 (TNZ) 为 18~27 °C, 基础代谢率 (BMR) 为 $(2.33 \pm 0.47) \text{ mL O}_2/(\text{g} \cdot \text{h})$; T_a 在 5~18 °C, MR 与 T_a 呈负相关, 回归方程为: $MR = 5.46 (\pm 0.19) - 0.17 (\pm 0.01) T_a$; T_a 在 5~22 °C, C 最低且基本保持恒定, 平均为 $(0.13 \pm 0.00) \text{ mL O}_2/(\text{g} \cdot \text{h} \cdot ^\circ\text{C})$ 。5~30 °C 时, 灰头鹀 T_b 也基本维持恒定, 平均 T_b 为 $(38.25 \pm 0.05) ^\circ\text{C}$; TNZ 为 20~26 °C, BMR 为 $(4.75 \pm 0.18) \text{ mL O}_2/(\text{g} \cdot \text{h})$, 最低 C 为 $(0.26 \pm 0.00) \text{ mL O}_2/(\text{g} \cdot \text{h} \cdot ^\circ\text{C})$; 在 5~20 °C 时, MR 与 T_a 的回归方程为: $MR = 9.54 (\pm 0.52) - 0.23 (\pm 0.03) T_a$ 。两种鸟具有 BMR 和 T_b 较高、下临界温度较低和 TNZ 较宽、热传导稍高的北方地区小型鸟类的代谢特点, 通过自身的物理和化学调节 (代谢产热) 以更好地适应其生存环境。

关键词: 太平鸟; 灰头鹀; 代谢率; 热传导; 体温调节

中图分类号: Q958.837 **文献标识码:** A **文章编号:** 0254–5853 (2005) 03–0287–07

Metabolism and Thermoregulation in Waxwings (*Bombycilla garrulous*) and Black-faced Buntings (*Emberiza spodocephala*)

LI Ming^{1,2}, LIU Jin-song^{1,*}, HAN Hong-lei², ZHANG Hai-jun², FANG Hao²

(1. School of Life and Environmental Sciences, Wenzhou Normal College, Wenzhou 325027, China;

2. College of Life Science and Technology, Qiqihar University, Qiqihar 161006, China)

Abstract: In order to understand the ecophysiological characteristics of the waxwing (*Bombycilla garrulous*) and black-faced bunting (*Emberiza spodocephala*) inhabiting in relative cold area, we measured their metabolic rates (MR), body temperatures (T_b), and thermal conductance (C) at temperature range of 5, 10, 15, 16, 18, 20, 22, 25, 26, 28 and 30 °C. Adult waxwings and buntings were live-trapped by mist net in the Qiqihar City, Heilongjiang Province (47°29' N, 124°02' E) from April to July 2004. Eight waxwings (seven males and one female) and eight buntings (all males) were used in this experiment. Body masses to the nearest 0.1 g were determined immediately upon capture with a Sartorius balance (model BT25S). The mean body mass of waxwings and buntings were $64.9 \pm 0.6 \text{ g}$ and $15.1 \pm 0.2 \text{ g}$ (mean \pm SE), respectively. Birds were transported to the laboratory and caged ($50 \times 30 \times 20 \text{ cm}^3$) under natural photoperiod and temperature. Food and water were supplied *ad lib*. MR was measured by using closed circuit respirometer, and temperature was controlled by water bath ($\pm 0.5 ^\circ\text{C}$), T_b was measured by insertion of a digital thermometer (Beijing Normal University Instruments Co.) into the cloaca, and C was calculated at each temperature below the thermal neutral zone using the formula: $C = MR/(T_b - T_a)$, where T_a is ambient temperature. The thermal neutral zone of waxwings and buntings were 18–27 °C and 20–26 °C, respectively. The mean metabolic rates within thermal neutral zone of these species were 2.33 ± 0.47 and $4.75 \pm 0.18 \text{ mL O}_2/(\text{g} \cdot \text{h})$, respectively, which are 110% and 151% of the expected value from their body mass, respectively. Mean T_b s of waxwings and buntings were 38.20 ± 0.05 and $38.25 \pm 0.05 ^\circ\text{C}$, respectively. Conduc-

收稿日期: 2004–12–07; 接受日期: 2005–04–07

基金项目: 温州师范学院人员引进基金资助项目

* 通讯作者 (Corresponding author), E-mail: liujinsongh@sina.com, Tel: 13506875510

第一作者简介: 李铭 (1978–), 女, 硕士研究生, 研究方向为动物生理生态学。

tances of waxwings and buntings were 0.13 ± 0.00 and 0.26 ± 0.00 mL $O_2/(g \cdot h \cdot ^\circ C)$, respectively, representing 153% and 157% of the expected value based on their body mass. Below the lower critical temperatures MR increased with declining T_a and the regression equations relating MR to T_a was described as: $MR = 5.46 (\pm 0.19) - 0.17 (\pm 0.01) T_a$ for waxwings and $MR = 9.54 (\pm 0.52) - 0.23 (\pm 0.03) T_a$ for black-faced buntings, respectively. The ecophysiological characteristics of these species are: high body temperature and metabolic rate, wide thermal neutral zone and lower critical temperature and relatively high thermal conductance. These properties might make them acclimatized to their environments and survive at relative cold areas for these species.

Key words: *Bombycilla garrulous*; *Emberiza spodocephala*; Metabolic rate; Thermal conductance; Thermoregulation

能量代谢水平对一个物种的分布和丰富度、繁殖成功和适合度等起重要的决定作用。鸟类保持最适的能量平衡是其主要的生存对策之一, 对环境的形态、生理和行为的适应与其能量的分配密切相关 (Lovegrove, 2003; Weathers, 1997)。基础代谢率 (basal metabolic rate, BMR) 是恒温动物维持正常生理机制的最小产热速率, 是动物在清醒时维持身体各项基本功能所需的最小能量值。BMR 已经成为种间和种内能量代谢水平比较的重要参数, 它不仅反映出不同物种不同个体的能量消耗水平、动物对环境的适应模式和生理能力, 同时也体现出生物多样性与环境之间相适应的关系 (Liknes et al, 2002; McKechnie & Wolf, 2004; McNab, 1997)。

比较途径是生理生态学中一个重要的科学思维方法。通过比较, 已经发现了许多重要的和有价值的一般性规律, 如生活在寒冷环境中的鸟类有较高的代谢率和体温; 而在湿热环境中生活的鸟类代谢率较低, 说明生态环境条件塑造了物种的生理生态特征 (Burton & Weathers, 2003; Deng & Zhang, 1990; Liu et al, 2004a, b; McKechnie & Wolf, 2004; Williams & Tieleman, 2000)。某一地区某种鸟类的代谢水平与总体鸟类能量代谢一般模式的差异, 可能反映出该物种对环境独特的适应机制和进化对策 (Aschoff & Pohl, 1970; McKechnie & Wolf, 2004; Rezende et al, 2001, 2002)。

太平鸟 (*Bombycilla garrulus*) 和灰头鹀 (*Emberiza spodocephala*) 均属雀形目 (Passeriformes) 小型鸟类, 在古北界广泛存在。太平鸟繁殖于亚洲东部及西伯利亚等地; 越冬于我国东北及中北部地区, 偶尔至长江流域、新疆及西部的喀什地区。灰头鹀在西伯利亚、日本和我国的东北及中西部繁殖, 越冬于我国南方 (MacKinnon & Phillipps, 2000)。二者均为典型的温带鸟类, 但食性不同。太平鸟秋冬季主要以植物浆果为食, 春夏季取食一定量的昆虫; 灰头鹀秋冬季的主要食物是麦粒、谷

粒和草籽等, 而夏季的主要食物为昆虫 (MacKinnon & Phillipps, 2000)。由于黑龙江地区气候比较寒冷, 我们推测生存在此的太平鸟和灰头鹀应具有相对较高的代谢水平。为了进一步认识北方鸟类能量代谢的特点, 证实这种推测, 我们测定了不同环境温度条件下, 该地区两种鸟的体温、代谢率和热传导。试图通过代谢率与体温调节的分析, 探讨北方鸟类对寒冷环境的某些适应性特征。

1 材料与方法

1.1 实验动物

体重为 (64.85 ± 0.55) g ($51.55 \sim 74.70$ g) 的太平鸟 (*Bombycilla garrulus*) 8 只 (1♀、7♂)、体重为 (15.05 ± 0.17) g ($11.03 \sim 18.07$ g) 灰头鹀 (*Emberiza spodocephala*) 8 只 (8♂) 于 2004 年 4 月捕自黑龙江省齐齐哈尔市。标记并分笼 (每笼 1 只) 饲养于齐齐哈尔大学动物实验室。两种鸟在自然光照、室温平均为 $22^\circ C$ ($18.7 \sim 26.0^\circ C$) 的环境下自由取食和饮水, 适应一周后用于实验。

1.2 代谢测定

两种鸟的代谢率 (MR) 以每小时单位体重的耗氧量表示 [$mL O_2/(g \cdot h)$]。耗氧量采用封闭式流体压力呼吸测定仪测定 (Górecki, 1975)。实验时间为 2003 年 4—6 月。共设置 5、10、15、16、18、20、22、25、26、28 和 $30^\circ C$ 11 组温度 (呼吸室温度范围为 $5 \sim 30^\circ C$), 用水浴控制, 每个温度点偏差控制在 $\pm 0.5^\circ C$ 以内; 呼吸室体积为 3.6 L, 其内的 CO_2 和水分用 NaOH 和硅胶吸收。MR 在每天 8:00—20:00 测定。实验前两种鸟禁食 4 h, 单只放入铁丝制成的代谢笼内 ($6\text{ cm} \times 6\text{ cm} \times 15\text{ cm}$) 使其保持静止状态, 再放入呼吸室内适应 1 h。然后每隔 5 min 记录一次耗氧量, 共测定 1 h 的耗氧量。选择 3 个连续、稳定的最低值计算 MR。每次实验前后均称重, 并采用数字式温度计 (北京师范大学司南仪器厂生产) 插入泄殖腔内 1.5 cm

测定泄殖腔温度。

1.3 热传导和体重预期值

按照牛顿冷却定律简化公式: $C = MR / (T_b - T_a)$ (Aschoff, 1981), 计算每个温度点各种鸟的热传导。式中 C 为热传导 [$\text{mL O}_2 / (\text{g} \cdot \text{h} \cdot ^\circ\text{C})$], MR 是代谢率 [$\text{mL O}_2 / (\text{g} \cdot \text{h})$], T_b 为体温 ($^\circ\text{C}$), T_a 是环境温度 ($^\circ\text{C}$)。MR 和热传导的体重预期值分别依照 Aschoff & Pohl (1970) (鸣禽类: $BMR = 0.0317 W^{0.726}$; $W = \text{g}$; $BMR = \text{kcal/h}$) 和 Aschoff (1981) [鸣禽类: $C = 0.576 W^{-0.461}$; $W = \text{g}$; $C = \text{mL O}_2 / (\text{g} \cdot \text{h} \cdot ^\circ\text{C})$] 的公式计算。

1.4 统计分析

利用 SPSS 统计软件包进行相关统计处理。以 T_b 、MR 和热传导对 T_a 做线形回归分析, 利用 Origin 软件绘图。各组之间的差异性用重复性测量方差分析 (repeated measure ANOVA), 两组之间采用 t 检验。文中数据以平均值 \pm 标准误 (mean \pm SE) 表示, $P < 0.05$ 即认为有显著差异。

2 结果与分析

2.1 太平鸟的体温、代谢率和热传导

在环境温度为 $5 \sim 30^\circ\text{C}$ 时, 太平鸟 T_b 基本保持不变, 为 $(38.20 \pm 0.05)^\circ\text{C}$ (图 1a)。

在环境温度由 18 上升至 27°C 时, 太平鸟的 MR 无明显变化, 但显著低于 15°C ($t = 4.868$, $df = 53$, $P < 0.0001$) 和 30°C ($t = 6.270$, $df = 53$, $P < 0.0001$)。因此, $18 \sim 27^\circ\text{C}$ 为太平鸟的热中性区 (thermal neutral zone, TNZ), 18°C 为下临界温度。在此温度区内, MR 处于最低水平即 BMR, 为 $2.33 \pm 0.47 \text{ mL O}_2 / (\text{g} \cdot \text{h})$, 是 Aschoff & Pohl (1970) 体重预期值的 110% 。在低于 20°C 时, MR 随温度的降低而增加。在 $5 \sim 20^\circ\text{C}$, 二者的回归方程为 $MR = 5.46 (\pm 0.19) - 0.17 (\pm 0.01) T_a$ ($r^2 = -0.77$, $P < 0.0001$)。超过 27°C 时, MR 随环境温度升高也增加; 当环境温度在 30°C 时, MR 达 $3.08 \pm 0.10 \text{ mL O}_2 / (\text{g} \cdot \text{h})$ (图 1b)。

在下临界温度以下及部分热中性区内 ($5 \sim 22^\circ\text{C}$), 太平鸟的热传导最低且基本保持恒定, 为 $0.13 \pm 0.00 \text{ mL O}_2 / (\text{g} \cdot \text{h} \cdot ^\circ\text{C})$ 。在 22°C 以上, 热传导随环境温度的升高而增加, 回归方程为: $C = -0.91 (\pm 0.09) + 0.43 (\pm 0.01) T_a$ ($r^2 = 0.85$, $P < 0.0001$)。当环境温度升至 30°C 时, 热传导达 $0.38 \pm 0.01 \text{ mL O}_2 / (\text{g} \cdot \text{h} \cdot ^\circ\text{C})$ (图 1c)。

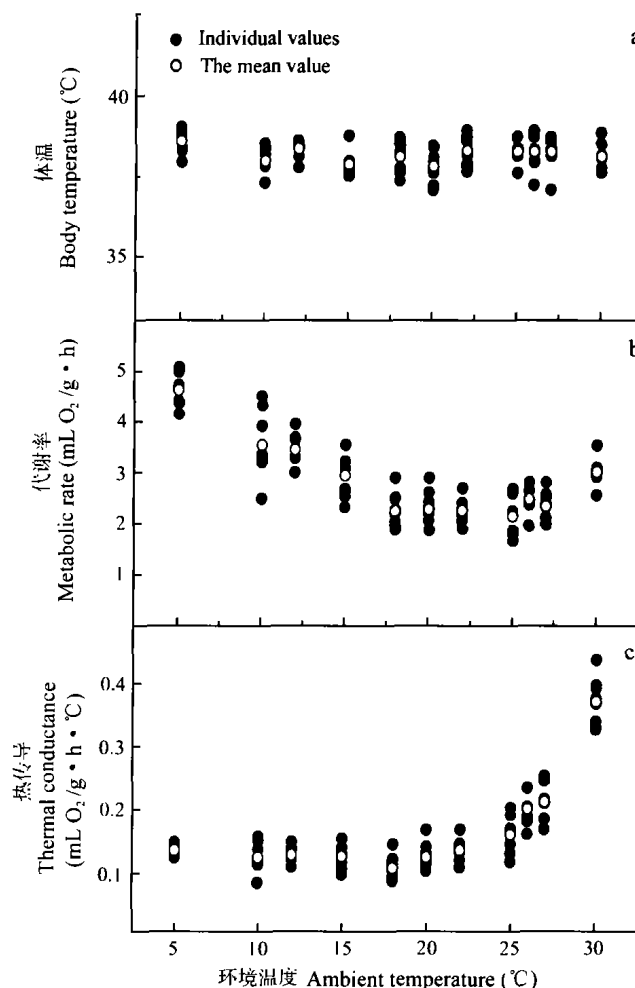


图 1 不同环境温度下太平鸟的体温、代谢率和热传导变化

Fig. 1 Changes in body temperature, metabolic rate and thermal conductance with ambient temperature in waxwing (*Bombycilla garrulous*)

2.2 灰头鸫的体温、代谢率和热传导

在环境温度为 $5 \sim 30^\circ\text{C}$ 时, 灰头鸫 T_b 基本维持恒定, 为 $(38.25 \pm 0.05)^\circ\text{C}$ (图 2a)。

当环境温度由 20 上升至 26°C 时, 灰头鸫的 MR 无明显的变化; 但与 18 和 28°C 相比, 差异显著 (18°C : $t = 2.154$, $df = 35$, $P < 0.05$; 28°C : $t = 5.694$, $df = 34$, $P < 0.0001$)。因此, $20 \sim 26^\circ\text{C}$ 可以确定为灰头鸫的 TNZ。在此温度区内, 灰头鸫的 BMR 为 $4.75 \pm 0.18 \text{ mL O}_2 / (\text{g} \cdot \text{h})$, 是 Aschoff & Pohl (1970) 体重预期值的 151% 。在低于 20°C 时, MR 随环境温度的降低而增加; 在 $5 \sim 20^\circ\text{C}$ 内, 二者呈显著负相关, 回归方程为 $MR = 9.54 (\pm 0.52) - 0.23 (\pm 0.03) T_a$ ($r^2 = -0.50$, $P < 0.0001$)。当超过 26°C 时, MR 随环境温度升高也增加; 在 30°C 时, MR 达 $6.52 \pm 0.58 \text{ mL O}_2 / (\text{g} \cdot \text{h})$ (图 2b)。

在 5~22 °C, 灰头鹀热传导最低且基本保持不变, 为 $0.26 \pm 0.00 \text{ mL O}_2 / (\text{g} \cdot \text{h} \cdot ^\circ\text{C})$ 。在 22 °C 以上, 热传导随环境温度的升高而增加, 其关系式为: $C = -1.92 (\pm 0.34) + 0.09 (\pm 0.01) T_a$ ($r^2 = 0.66$, $P < 0.0001$)。当环境温度升至 30 °C 时, 热传导达 $0.79 \pm 0.07 \text{ mL O}_2 / (\text{g} \cdot \text{h} \cdot ^\circ\text{C})$ (图 2c)。

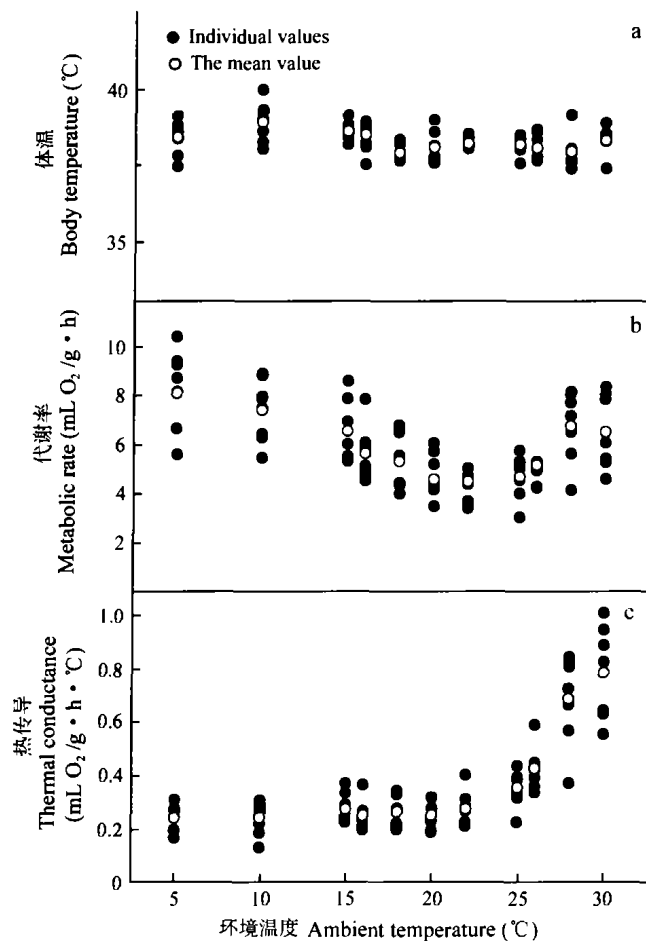


图 2 不同环境温度下灰头鹀的体温、代谢率和热传导变化

Fig. 2 Changes in body temperature, metabolic rate and thermal conductance with ambient temperature in black-faced bunting (*Emberiza spodocephala*)

3 讨论

3.1 代谢产热与其他因素的关系

鸟类的能量代谢水平与体重、气候、食性、种系发生、活动状态等诸多因素相关 (Canterbury, 2002; Freckleton et al, 2002; McKechnie & Lovegrove, 2003; McNab, 2000)。其中气候是决定种内和种间个体能耗水平最重要的因素之一 (McNamara et al, 2004; Schleucher, 2002; Tieleman et al,

2002)。热带地区鸟类的 BMR 往往低于预期值, 而高纬度地区鸟类的代谢率高于预期值 (Bech & Nicol, 1999; Burton & Weathers, 2003; Weathers, 1979; Williams, 1999)。反过来, 代谢水平的高低又直接反应出动物对外界低温寒冷的耐受性, 具有高代谢产热能力的种群对寒冷环境的耐受性更强 (Liknes & Swanson, 1995; Swanson, 1995)。本研究中, 太平鸟和灰头鹀的 BMR 分别是 Aschoff & Pohl (1970) 体重预期值的 110% 和 151% (表 1), 均高于格尔丹雀 (*Erythrura gouldiae*) (BMR 的体重预期值相应为 81%) (Burton & Weathers, 2003)、橙颊梅花雀 (*Estrilda melpoda*) (82%) 和七彩文鸟 (*Chloebia gouldiae*) (80%) (Marschall & Prinzing, 1991)、灰背舞雀 (*Saltator coerulescens*) (65%) 和黑脸白眉舞雀 (*S. orenocensis*) (68%) (Bosque et al, 1999); 与鹁岩鹀 (*Prunella rubeculoides*) (115%) (Deng & Zhang, 1990)、棕眉山岩鹀 (*Prunella montanella*) (168%) (Liu et al, 2004a)、北朱雀 (*Carpodacus roseus*) (118%) 和燕雀 (*Fringilla montifringilla*) (135%) (Liu et al, 2004b) 相似。格尔丹雀生活在美国加利福尼亚和其他湿热地区, 冬季平均气温为 24.4 °C; 橙颊梅花雀和七彩文鸟生活在潮湿的热带环境中; 灰背舞雀和黑脸白眉舞雀主要生活在委内瑞拉潮湿、开阔的低洼地带。这些鸟类的热能代谢具有热带鸟类的典型特征 (Burton & Weathers, 2003; Weathers, 1997)。鹁岩鹀生活在我国青藏高原及周边地带, 夏季平均气温为 8.7 °C; 棕眉山岩鹀、北朱雀和燕雀繁殖于西伯利亚等北方地区, 其热能调节具有明显高海拔地区和寒冷地带动物的代谢特点 (Deng & Zhang, 1990; Liu et al, 2004a, b)。

热带地区鸟类较低的 BMR 是对热胁迫和保持水分的一种适应策略 (Tieleman et al, 2002; Williams & Tieleman, 2000)。而抵抗寒冷和繁殖育雏都需要鸟类具有较高水平的代谢能力, 因此, 温带和极地鸟类较高的 BMR 是直接和间接适应寒冷气候、短暂繁殖季节的结果 (Lindström & Klaassen, 2003)。Kendeigh & Blem (1977) 根据“南方”和“北方”鸟类体重和 BMR 的相关分析而总结出鸟类对环境的气候适应规律, 认为“北方”鸟类的繁殖地在 40°N 以上, “南方”鸟类则低于 40°N; 通过比较得出“北方”鸟类的代谢率要比“南方”鸟类的代谢率高出 3%~17%。太平鸟和

表 1 太平鸟和灰头鸫的能学参数
Tab. 1 Parameters of energetics in waxwing and bunting

	太平鸟 <i>Bombycilla garrulous</i>	灰头鸫 <i>Emberiza spodocephala</i>
样本数 Sample size	8	8
体重 Body mass (g)	64.85 ± 0.55	15.05 ± 0.17
体温 Body temperature (°C)	38.20 ± 0.05	38.25 ± 0.05
a ($\pm SE$)	5.46 (± 0.19)	9.54 (± 0.52)
b ($\pm SE$)	-0.17 (± 0.01)	-0.23 (± 0.03)
r^2	-0.77	-0.50
P	<0.0001	<0.0001
基础代谢率 Basal metabolic rate (BMR) [mL O ₂ / (g·h)]	2.33 ± 0.47	4.75 ± 0.18
基础代谢率的体重预期值 Expectation ratio of BMR (% pred.)	110	151
热中性区 Thermal neutral zone (°C)	18 ~ 27	20 ~ 26
下临界温度 Lower critical temperature (°C)	18	20
上临界温度 Upper critical temperature (°C)	27	26
热传导 Thermal conductance (C) [mL O ₂ / (g·h·°C)]	0.13 ± 0.00	0.26 ± 0.00
热传导的体重预期值 Expectation ratio of C (% pred.)	153	157

r 指代谢率 (MR) 与环境温度 (T_a) 回归的相关系数 [r is the correlation coefficient of regression between metabolic rates (MR) and ambient temperatures (T_a)]; $MR = a + bT_a$.

Expectation ratio of BMR and C predicted by the appropriate equation of Aschoff & Pohl (1970) and Aschoff (1981), respectively.

灰头鸫在西伯利亚等北方地区繁殖, 较高的代谢水平是两种鸟对北方寒冷气候的一种适应性表现。此外, 两种鸟类在不同实验温度下体温基本保持恒定, 即当环境温度降低时体温并没有随之降低。低温环境中维持体温的恒定也是使其代谢率相对较高的原因之一 (Körtner et al, 2000; Rozman et al, 2003; Schleucher, 2002)。

食物是影响鸟类 BMR 的另一重要因素, 同时决定鸟类的分布模型 (McWillimas & Karasov, 2001)。受食物的质量和消化生理的影响, 其能量的获得和同化会受到不同程度的限制, 从而影响动物能量预算的上限值 (Rezende et al, 2001)。以浆果和种子为食的鸟类具有相对较高的 BMR (Bech & Nicol, 1999; Vitali et al 1999)。太平鸟和灰头鸫主要以各种植物的果实和种子为主要的食物来源, 春夏季也食一定量的昆虫等动物, 因而应具有相对较高的代谢率。但有学者认为果实成分本身也可能会影响动物的代谢率: 水果中含有较高的碳水化合物, 而脂肪和蛋白质的含量较低, 使鸟类有较低的 SDA (specific dynamic action), 进而导致 BMR 值的降低 (Schleucher, 2002)。

另外, 鸟类的的生活周期和习性也可以改变其代谢率。Lind et al (2004) 发现树麻雀 (*Passer mon-*

tanus) 在换羽期间耗氧量明显增加, 并认为是由于体内蛋白合成的增加所致。同时, 换羽期间鸟类代谢率的增加也可能是对羽毛隔热性能降低的一种补偿 (Lind et al, 2004)。本次实验中, 太平鸟和灰头鸫均出现换羽现象, 也是其高 BMR 的原因之一。

3.2 热中性区

TNZ 是环境温度的一个范围, 在这个范围内, 动物的温度调节不需要代谢产热和蒸发散热, 仅仅通过控制热量的散失去实现。在 TNZ 内, 代谢率与环境温度无关 (Schmidt-Nielsen, 1997)。沙漠动物的 TNZ 一般比较狭窄或几乎没有, 并且下临界温度较高; 而极地和高山的动物正好相反, 有较宽的 TNZ 和较低的下临界温度。太平鸟和灰头鸫的 TNZ 分别为 18 ~ 27 °C 和 20 ~ 26 °C, 下临界温度低于格尔丹雀 (31.7 °C) 和戴胜百灵 (*Alaemon alaudipes*) (32.7 °C) (Burton & Weathers, 2003; Tieleman et al, 2002), 而与鸫岩鸫 (22.2 °C)、北朱雀 (22.5 °C)、燕雀 (25 °C)、白腰朱顶雀 (*Acanthis flammea*) (25 °C) 和棕眉山岩鸫 (24 °C) 相近 (Deng & Zhang, 1990; Liu et al, 2004a, b)。Burton & Weathers (2003) 认为沙漠鸟类较高的热传导和过高体温可使动物的下临界温度和上临界温度升高, 这样可以减少蒸发失水和降低能量消耗。高的下临

界温度对适应干旱环境是有益的,特别是在保水方面 (Tieleman et al, 2002)。而北方鸟类较低的下临界温度和较宽的 TNZ 对降低能量消耗十分有益 (Schmidt-Nielsen, 1997)。太平鸟和灰头鸫较低的下临界温度和较宽的 TNZ 有利于节省能量,也是对寒冷地区生存适应的特征之一。

3.3 体温和热传导

在 TNZ 内,大多数鸟类的平均 T_b 是 $38.4\text{ }^{\circ}\text{C}$, 雀形目鸟类的平均 T_b 是 $38.9\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Prinzinger et al, 1991)。太平鸟 (38.20 ± 0.05) $^{\circ}\text{C}$ 和灰头鸫 (38.25 ± 0.05) $^{\circ}\text{C}$ 的平均 T_b 符合雀形目鸟类的体温特点 (Burton & Weathers, 2003)。体温是代谢率 (产热) 和热传导 (散热) 相互作用的结果,因此,体温调节与代谢率和热传导的比值相关。McNab (1970) 以代谢预期比和热传导预期比之间的比率 (F) [$=$ 代谢率:代谢预期值/热传导:热传导预期值,其中代谢率和热传导分别为实测值;代谢预期值和热传导预期值分别是 Ashoff & Pohl (1970) 和 Aschoff (1981) 的体重预期值] 来表示动物的体温调节能力,并指出体重在 $0.1 \sim 0.5\text{ kg}$ 的种类, F 值须大于或接近 1.0 才能较好地调节体温。太平鸟和灰头鸫在下临界温度及热中性区的平均 F 值分别为 0.9 和 1.1,表明有相对较好的体温调节能力。

在 $5 \sim 22\text{ }^{\circ}\text{C}$, 太平鸟和灰头鸫的热传导分别为 0.13 ± 0.00 和 $0.26 \pm 0.00\text{ mL O}_2/(\text{g} \cdot \text{h} \cdot ^{\circ}\text{C})$, 分别是体重预期值的 153% 和 157%; 而两种鸟的平均体重分别为 64.85 和 15.05 g, 均为雀形目小型鸟类。由于体型较小,体表面积比相对较高,毛皮隔热性能相对较差,散热量相对较大,热传导相对较高 (Swanson, 1995; Schmidt-Nielsen, 1997)。另外,实验期间正是鸟类的春季换羽时期,羽毛的隔热性降低也是使热传导较高的原因之一。当然,较高热传导有利于夏季炎热时的身体散热 (McNab, 2001; Swanson, 1997; Weathers et al, 2000)。

总之,太平鸟和灰头鸫具有 BMR 和 T_b 较高、下临界温度较低和 TNZ 较宽、热传导稍高的北方地区小型鸟类的代谢特点,通过良好的物理调节 (行为调节) 和化学调节 (代谢产热) 更好地适应其生存环境。

致谢: 中国科学院动物研究所王德华博士和北京师范大学生命科学院李庆芬教授提供 Kalabukhov-Skvortsov 呼吸测定仪; 美国加利福尼亚大学 Dr. W. W. Weathers 和南达科塔大学 Dr. D. L. Swanson 惠赠部分文献资料,特此致谢。

参考文献:

- Ashoff J. 1981. Thermal conductance in mammals and birds: Its dependence on body size and circadian phase [J]. *Comp. Biochem. Physiol.*, **69A**: 611–619.
- Aschoff J, Pohl H. 1970. Der ruheumsatz von vögeln als funktion der tageszeit und der körperlösse [J]. *J. Ornithol.*, **111**: 38–47.
- Bech C, Nicol SC. 1999. Thermoregulation and ventilation in the tawny frogmouth, *Podargus strigoides*: A low-metabolic avian species [J]. *Aust. J. Zool.*, **47** (2): 143–153.
- Bosque C, Pacheco MA, Siegel RB. 1999. Maintenance energy costs of two partially folivorous tropical passerines [J]. *Auk*, **116** (1): 246–252.
- Burton CT, Weathers WW. 2003. Energetics and thermoregulation of the Gouldian finch *Erythrura gouldiae* [J]. *Emu*, **103** (1): 1–10.
- Canterbury G. 2002. Metabolic adaptation and climatic constraints on winter birds distribution [J]. *Evolution*, **83** (4): 946–957.
- Deng HL, Zhang XA. 1990. Standard metabolic rate in several species of passerine birds in alpine meadow [J]. *Acta Zool. Sin.*, **36** (4): 377–384. [邓合黎, 张晓爱. 1990. 高寒草甸几种雀形目鸟类的标准代谢 (SMR). 动物学报, **36** (4): 377–384.]
- Freckleton RP, Harvey PH, Pagel MD. 2002. Phylogenetic analysis and comparative data: A test and review of evidence [J]. *Am. Nat.*, **160** (6): 712–726.
- Górecki A. 1975. Kalabukhov-Skvortsov respirometer and resting metabolic rate measurement [A]. In: Grodziński W. IBP Handbook, No. 24: Methods for Ecological Bioenergetics [M]. Oxford: Blackwell. 309–313.
- Kendeigh SC, Blem CR. 1977. Metabolic adaptation to local climate in birds [J]. *Comp. Biochem. Physiol.*, **48A**: 175–187.
- Körtner G, Brigham RM, Geiser F. 2000. Metabolism: Winter torpor in a large bird [J]. *Nature*, **407** (6802): 318.
- Liknes ET, Swanson DL. 1996. Seasonal variation in cold tolerance, basal metabolic rate, and maximal capacity for thermogenesis in white-breasted nuthatches *Sitta carolensis* and downy woodpeckers *Picoides pubescens*, two unrelated arboreal temperate residents [J]. *J. Avian Biol.*, **27** (4): 279–288.
- Liknes ET, Scott SM, Swanson DL. 2002. Seasonal acclimatization in the American goldfinch revisited: To what extent do metabolic rates vary seasonally [J]. *Condor*, **104** (3): 548–557.
- Lind J, Gustin M, Sorace A. Compensatory bodily changes during moult in Tree Sparrows *Passer montanus* in Italy [J]. *Ornis Fenn.*, **81** (in press).
- Lindström Å, Klaassen M. 2003. High basal metabolic rates of shorebirds while in the arctic: Circumpolar view [J]. *Condor*, **105** (3): 420–427.
- Liu JS, Chen MH, Wang Y, Wang XH, Song CG. 2004a. Metabolic thermogenesis of Siberian accentor (*Prunella montanella*) [J]. *Zool. Res.*, **25** (2): 117–121. [柳劲松, 陈明焕, 王英, 王晓恒, 宋春光. 2004a. 棕眉山岩鹀的代谢产热特征的初步研究. 动物学研究, **25** (2): 117–121.]
- Liu JS, Wang DH, Wang Y, Chen MH, Song CG, Sun RY. 2004b.

- Energetics and thermoregulation of the *Carpodacus roseus*, *Fringilla montifringilla* and *Acanthis flammea* [J]. *Acta Zool. Sin.*, **50** (3): 357–363. [柳劲松, 王德华, 王 英, 陈明焕, 宋春光, 孙儒泳. 2004b. 北朱雀、燕雀和白腰朱顶雀的能量代谢特征和体温调节. *动物学报*, **50** (3): 357–363.]
- Lovegrove BG. 2003. The influence of climate on the basal metabolic rate of small mammals: A slow-fast metabolic continuum [J]. *J. Comp. Physiol.*, **173B** (2): 87–112.
- MacKinnon J, Phillips K. 2000. A Field Guide to the Birds of China [M]. Oxford: Oxford University Press. 265–501.
- Marschall U, Prinzinger R. 1991. Vergleichende ökophysiologie von fünf prachtfinkenarten (Estrildidae) [J]. *J. für. Orn.*, **132**: 319–323.
- McKechnie AE, Lovegrove BG. 2003. Facultative hypothermic responses in an Afrotropical arid-zone passerine, the red-headed finch (*Amadina erythrocephala*) [J]. *J. Comp. Physiol.*, **173B** (4): 339–346.
- McKechnie AE, Wolf BO. 2004. The allometry of avian basal metabolic rate: Good predictions need good data [J]. *Physiol. Biochem. Zool.*, **77** (3): 502–521.
- McNab BK. 1970. Body weight and the energetics of temperature regulation [J]. *J. Exp. Biol.*, **53** (2): 329–348.
- McNab BK. 1997. On the utility of uniformity in the definition of basal rate of metabolism [J]. *Physiol. Zool.*, **70** (6): 718–720.
- McNab BK. 2000. The influence of body mass, climate, and distribution on the energetics of south pacific pigeons [J]. *Comp. Biochem. Physiol.*, **127A** (3): 309–329.
- McNab BK. 2001. Energetics of Toucans, a barbet, and a hornbill: Implications for avian Frugivory [J]. *Auk*, **118** (4): 916–933.
- McWilliams SR, Karasov WH. 2001. Phenotypic flexibility in digestive system structure and function in migratory birds and its ecological significance [J]. *Comp. Biochem. Physiol.*, **128A** (3): 579–593.
- McNamara JM, Ekman J, Houston AI. 2004. The effect of thermoregulatory substitution on optimal energy reserves of small birds in winter [J]. *Oikos*, **105** (1): 192–196.
- Prinzinger R, Prebmar A, Schleucher E. 1991. Body temperature in birds [J]. *Comp. Biochem. Physiol.*, **99A**: 499–506.
- Rezende EL, Lopez-Calleja MV, Bozinovic F. 2001. Standard and comparative energetics of a small avian herbivore (*Phytotoma rara*) [J]. *Auk*, **118** (3): 781–785.
- Rezende EL, Swanson DL, Novoa FF, Bozinovic F. 2002. Passerines versus nonpasserines: So far, no statistical differences in the scaling of avian energetics [J]. *J. Exp. Biol.*, **205** (1): 101–107.
- Rezende EL, Bozinovic F, Garland TJr. 2004. Climatic adaptation and the evolution of basal and maximum rates of metabolism in rodents [J]. *Evolution*, **58** (6): 1361–1374.
- Rozman J, Runciman D, Zann RA. 2003. Seasonal variation in body mass and fat of Zebra Finches in south-eastern Australia [J]. *Emu*, **103** (1): 11–19.
- Schleucher E. 2002. Metabolism, body temperature and thermal conductance of fruit-doves (Aves: Columbidae, Treronidae) [J]. *Comp. Biochem. Physiol.*, **131A** (2): 417–428.
- Schmidt-Nielsen K. 1997. Animal Physiology (5th ed.) [M]. London: Cambridge University Press. 169–214.
- Swanson DL. 1995. Seasonal variation in thermogenic capacity of migratory warbling vireos [J]. *Auk*, **112** (4): 870–877.
- Swanson DL. 1997. Seasonal effects on metabolism and thermoregulation in northern bobwhite [J]. *Condor*, **99** (2): 478–489.
- Tieleman BI, Williams JB, Buschur ME. 2002. Physiological adjustments to arid mesic environments in larks (Alaudidae) [J]. *Physiol. Biochem. Zool.*, **75** (3): 305–313.
- Vitali SD, Withers PC, Richardson KC. 1999. Standard metabolic rates of three nectarivorous meliphagid passerine birds [J]. *Aust. J. Zool.*, **47** (4): 385–391.
- Weathers WW. 1979. Climatic adaptation in avian standard metabolic rate [J]. *Oecologia (Berl.)*, **42**: 81–89.
- Weathers WW. 1997. Energetics and thermoregulation by small passerines of the humid, lowland tropics [J]. *Auk*, **114** (3): 341–353.
- Weathers WW, Gerhart KL, Hodum PJ. 2000. Thermoregulation in Antarctic fulmarine petrels [J]. *J. Comp. Physiol.*, **170B** (8): 561–572.
- Williams JB. 1999. Heat production and evaporative water loss of Dune larks from the Namib desert [J]. *Condor*, **101** (2): 432–438.
- Williams JB, Tieleman BI. 2000. Flexibility in basal metabolic rate and evaporative water loss among hoopoe larks exposed to different environmental temperatures [J]. *J. Exp. Biol.*, **203** (20): 3153–3159.